Arnaldoa 20 (2): 301 - 314. 2013 ISSN: 1815-8242

Distribución geográfica de los "tomates silvestres" (*Solanum* L. sect. Lycopersicon (Mill.) Wettst.: Solanaceae)

Geographical distribution of wild tomatos (*Solanum* L. sect. Lycopersicon (Mill.) Wettst. Solanaceae)

Paúl Gonzáles Arce
Laboratorio de Florística, Departamento de Dicotiledóneas,
Museo de Historia Natural-Universidad Nacional Mayor de San Marcos.
Av. Arenales 1256, Jesús María.
pgonzalesarce@hotmail.com

Resumen

El grupo de plantas de *Solanum* sect. *Lycopersicon* contiene al “tomate” domesticado y a sus parientes silvestres. En el presente trabajo se analiza la distribución geográfica de los “tomates silvestres”, empleando una base de datos de 454 observaciones georeferenciadas. Los “tomates silvestres” están presentes en cinco países de Sudamérica, pero el 99% de las observaciones provienen de Perú, Ecuador y Chile. Perú tiene la mayor cantidad de especies (10) seguido por Ecuador (5) y Chile (3). Se elaboró un mapa de riqueza de especies; para ello, se empleó una grilla con celdas de tamaño 100 x 100 km y una zona circular de 100 km de radio. La mayor riqueza de especies se presenta en el norte del Perú. La mayor cantidad de especies por celda (6) se presenta en los Departamentos de Cajamarca y La Libertad (Perú). Los “tomates silvestres” están distribuidos entre 8° N y 27° S, con una elevada riqueza de especies entre 5° S y 15° S (Perú); son muy comunes entre los 0 y 3000 m de altitud. La formación de lomas distribuidas a manera de islas conjuntamente con la periodicidad de los eventos de El Niño y el surgimiento de la cordillera de los Andes han tenido un profundo efecto en la evolución y biogeografía de los tomates silvestres los cuales han actuado como vía de migración y barrera geográfica.

Palabras clave: *Solanum*, sect. Lycopersicon, GIS, fitogeografía, riqueza de especies.

Abstract

The plant group *Solanum* section *Lycopersicon* contains the domesticated “tomato” and its wild relatives. In this paper the geographical distribution of wild “tomatoes” is analyzed using a database of 454 observations georeferenced. Wild tomatoes are present in five countries in South America, but 99 % of the observations come from Peru, Ecuador and Chile. Peru has the largest number of species (10) followed by Ecuador (5) and Chile (3). Map of species richness for it was used with a grid cell size of 100 x 100 km and a circular 100 km radius area was developed. The highest species richness occurs in northern Peru. Most species per cell (6) is presented in the departments of Cajamarca and La Libertad (Peru). Wild tomatoes are distributed between 8° N and 27° S, with high species richness between 5° S and 15° S (Peru); they are very common between 0 and 3000 m. The formation of Lomas distributed like islands in conjunction with the frequency of El Niño events and the rise of the Andes have had a profound effect on the evolution and biogeography of wild tomatoes. Which have acted migration path and geographical barrier. Wild tomatoes may have originated in the wetlands of northern Peru since their scattering center is in the departments of Cajamarca, Amazonas and La Libertad.

Key words: *Solanum* sect. Lycopersicon, GIS, phytogeography, species richness.

Introducción

Las especies de “tomates silvestres” (*Solanum* L. sección Lycopersicon (Mill.) Wettst) son nativas del oeste de Sudamérica. Se hallan distribuidas a lo largo de la costa y los Andes desde el norte de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia hasta el norte de Chile, y en las islas Galápagos, donde ocurren dos especies endémicas (Darwin *et al.*, 2003).

Los “tomates silvestres” son plantas herbáceas, aunque también pueden desarrollar crecimiento secundario. La pubescencia de la planta ha sido considerada como un carácter taxonómico importante (Luckwill, 1942); las hojas son imparipinnadas con 2-6 pares de foliolos opuestos o sub opuestos, sésiles o peciolados. El número de hojas, dos o tres, por simpodio es otro carácter taxonómico valioso (Rick *et al.*, 1990); las flores son típicamente amarillas. Además, los estambres tienen

una morfología característica, con anteras conniventes lateralmente para formar a manera de un cono, con una punta estéril elongada en el ápice (excepto en S. *pennellii*).

Con la reciente descripción de *S. galapagense* S. C. Darwin *et al.* Peralta, *S. arcanum* Peralta y *S. huaylasense* Peralta (Darwin *et al.*, 2003; Peralta *et al.*, 2005), en la actualidad se consideran 13 especies de "tomates silvestres" incluyendo al "tomate" cultivado (*S. lycopersicum*) (Peralta *et al.*, 2008). Estas especies habitan preferentemente en los bosques secos, matorrales, piso de cactáceas, monte ribereño, desierto, lomas e islas (Darwin *et al.*, 2003; Peralta & Spooner, 2000; 2001; Dillon, 2005).

Los "tomates silvestres" han sido objeto de un estudio intenso. Peralta *et al.* (2008) recientemente revisaron la taxonomía y sistemática de este grupo. Diversos investigadores hacen referencia al valor de los "tomates silvestres" y cultivados en el mejoramiento para resistencia a enfermedades (Ezquinas, 1981; Peralta *et al.* 2006; Moyle, 2008; Torrico, 2011; Bergougnoux, 2014). Rick (1963) analizó la morfología, ecología y variación reproductiva de *S. peruvianum*, donde encontró 40 razas y propuso que las razas del rio Marañón representaban al ancestro de los "tomates silvestres". Sin embargo, no ha habido un análisis exhaustivo de la distribución geográfica de los "tomates silvestres", el cual se presenta en este estudio.

El objetivo de este artículo, es describir la distribución geográfica de los "tomates silvestres", empleando el sistema de información geográfica (GIS), con el propósito de brindar líneas base para la exploración y conservación. Del mismo modo, para inferir cuáles son las posibles causas que influenciaron en la distribución de estas especies.

Material y métodos

Datos de distribución

Los datos de distribución de los "tomates silvestres", fueron obtenidos de las siguientes fuentes: (1) de ejemplares de herbarios virtuales y no virtuales (las abreviaciones siguen el *Index Herbariorum*, http://sciweb.nybg.org/science2/IndexHerbariorum, asp): A, B, BM, CDS, CONC, E, F, GH, HUA, K, LA, LL, M, MO, NY, QCA, QCNA, SGO, U, US, USM. (2) del centro de recursos genéticos de "tomate", para las especies de *Solanum arcanum* Peralta y *S. huaylasense* Peralta; estas accesiones están depositadas en el herbario BM y MERL (Peralta *et al.*, 2005). (3) del Proyecto de Inventario de la Biodiversidad: PBI "Solanum proyect" (2009), en cuya página web incluye datos de distribución de gran parte de las especies de los "tomates silvestres".

Para cada reporte, se consideraron el nombre de las especies y los datos de su respectiva etiqueta, incluyendo una descripción de la localidad de origen (tales como nombres de localidades, ríos, caseríos, entre otros), unidades administrativas (tales como Departamento, Provincia y Distrito) y coordenadas geográficas. Cuando los reportes no especificaban coordenadas geográficas, se le asignó las coordenadas de su localidad de colecta. La asignación de coordenadas geográficas y el análisis de la base de datos se realizaron con ArcView-GIS (Environmental Systems Research Institute, 1999) y el software DIVA-GIS (Hijmans *et al.*, 2001). Algunas coordenadas de la base de datos carecían de precisión, por lo que fueron revisadas y modificadas siguiendo los procedimientos

descritos por Hijmans *et al.* (1999). Uno de los errores más frecuentes fue que las coordenadas indicadas en los ejemplares consultados se localizaban en los océanos. También se tenía que las coordenadas (de etiquetas de colecta) no coincidían con las unidades administrativas (Distrito, Provincia y algunas veces Departamento); en el primer caso, las coordenadas fueron revisadas y, se les asignó nuevas donde era necesario, y en el segundo caso, se asume que la información válida es la coordenada indicada en la etiqueta de colecta.

Los nombres de las especies siguen a Peralta *et al.* (2008) quienes reconocen 13 especies de "tomates" (*Solanum lycopersicon*) no fue considerada ya que se trata de una especie cultivada.

Distribución en base a grillas

Se elaboró mapas de distribución de riqueza y diversidad de especies usando una grilla con tamaño de 100 X 100 km (recomendados para el análisis de pocas especies, Hijmans *et al.*, 2000) usando el software DIVA-GIS. Para determinar la distribución de especies sobre las celdas de la grilla, se ploteó el número de especies por celda contra el número total de celdas.

Distribución por altitud

Para resumir los datos de distribución, el número de especies fue tabulado por altitud, se han utilizado los datos de localidades dadas, para estimar la altitud probable de los "tomates silvestres"; estas estimaciones se realizaron solamente para las etiquetas cuyos datos no incluían altitud. Las observaciones fueron agrupadas en clases de 250 m de altitud y el número de especies por clases fue ploteado.

Resultados

Los "tomates silvestres" están presentes en cinco países (Tablas 1 y 2). Tres países (Perú, Ecuador, Chile) incluyen el 99% de los reportes en la base de datos. Perú es el país que presenta más especies reportadas (10 especies; 92% del total).

La proporción del número de observaciones por especie es muy diferente entre los países (Tabla 1). Esta relación es muy alta en países con una riqueza específica baja como Chile o muy rica en especies como Perú, indicando que estos dos países han sido explorados con mucha intensidad en cuanto a especies de "tomates silvestres" a comparación de otros países. La relación es muy baja en países como Bolivia y Colombia debido a su pobre riqueza específica.

Solo *Solanum habrochaites* es común a tres países (Perú Ecuador y Colombia), las otras especies son comunes a dos países. Perú comparte tres especies con Ecuador (*Solanum neorickii, S. pimpinellifolium* y *S. habrochaites*) y tres especies con Chile (*S. pennellii, S. peruvianum* y *S. chilensis*), Perú y Colombia comparten dos especies (*S. habrochaites* y *S. corneliomulleri*) y, por último, con Bolivia solo comparte una especie (*S. chmielewskii*) (Tabla 2). Las islas Galápagos (Ecuador) poseen tres especies, dos endémicas a esta isla y una distribuida ampliamente (Tabla 2).

La especie que alcanza mayor altitud es *S. corneliomulleri* en la Cordillera Nizaugate, Paso de Hualla-Hualla, (Lima, Perú) donde alcanza los 4500 metros sobre el nivel del mar.

Los mapas de distribución, basados en grilla, muestran el número de observaciones (Fig. 1) y la riqueza de especies (Fig. 2). La riqueza de especies no está homogéneamente distribuida entre los países, hay pocas áreas con muchas especies y muchas áreas con pocas especies (Fig. 2 y Fig. 3). El número

de especies sigue un patrón muy similar con el número de observaciones, dando una correlación positiva entre el número de observaciones y la riqueza de especies por celda de la grilla (Fig. 4).

El Perú, presenta todas las celdas que contienen más de cuatro especies, particularmente en la zona norte de este país (La Libertad, Cajamarca y Amazonas) (Fig. 2), siendo ésta, el área de mayor riqueza de especies. En el centro y sur del Perú (Departamentos de Lima e Ica) se encuentra la segunda área con mayor riqueza de especies.

Hay pocas celdas con muchas especies (Fig. 3). Con seis especies hay solo una celda encontrada en los Departamentos de La Libertad y Cajamarca (Perú); y cuatro celdas con cinco especies ubicadas en Cajamarca, La Libertad, Lima e Ica con una celda cada una. Cabe mencionar, que hay 31 celdas con una sola especie.

Los "tomates silvestres", se encuentran distribuidos latitudinalmente entre los 8° N y 27° S . La mayor cantidad de especies están presentes entre 5° S y 15° S desde el norte del Perú en el Departamento de Cajamarca hasta el sur en Ica. Respecto a su localización longitudinal, se encuentran en las vertientes occidentales de los Andes y en los mismos Andes de Ecuador, Perú, Chile, Bolivia y Colombia. Altitudinalmente se encuentran entre los 0 y 4500 m; sin embargo, la mayor cantidad de especies se encuentra entre los 500 y 3000 m, con una ligera reducción en el número de especies sobre los 3000 m y entre los 1250 y 1500 m de altitud (Fig. 5).

Discusión

El uso de mapas para explicar los patrones de distribución de los parientes silvestres de una especie cultivada son muy escasos; el primero se realizó en "papas silvestres" (Hijmans & Spooner, 2001). Este es el segundo trabajo de este tipo, en el cual el grupo de "tomates silvestres" son sistemáticamente analizados usando análisis GIS.

Las especies de "tomates silvestres" (*Solanum* L. sección *Lycopersicon*) se encuentran distribuidas al oeste de América del sur entre los 8° N y 27° S, ocupando los países de Colombia, Ecuador, Perú, Chile y Bolivia. Sin embargo, el área con mayor riqueza de especies se encuentra entre 5° S y 15° S (Perú) teniendo un patrón de distribución continua desde el centro de Ecuador hasta el norte de Chile. Por lo general, se distribuyen sobre áreas de ambientes xerofíticos, abarcando al desierto costero, vertientes occidentales y valles interandinos.

Solanum habrochaites es la única especie de este grupo que ocurre en los hábitats de bosque nublados en altitudes de 3600 m, pero, se encuentra también en las zonas costeras y en los bosques secos de la vertiente occidental de los Andes. Esta especie, prefiere hábitats húmedos como los bordes de ríos o riachuelos. Presenta una distribución continua, desde el centro del Perú hasta el centro de Ecuador; sin embargo, existe una colecta procedente de Colombia, por lo que, su distribución resulta disyunta. Peralta *et al.* (2008) mencionan, que este registro procedente de Colombia, sería de plantas cultivadas, eliminando así la problemática disyunción. Algunas especies de "tomates silvestres", están confinadas a los valles interandinos, donde se encuentran preferentemente bajo sombra y creciendo tras la llegada de la época lluviosa. *Solanum. arcanum* está presente en el valle del río Marañón, *S. huaylasense* en el valle del río Santa, *S. chmielewskii* en el valle del Apurímac del Perú y el valle de Sorata de Bolivia, *S. neorickii* desde los valles

secos de Ecuador hasta el sur de Perú). Otro grupo de especies como: *S. pennellii, S. corneliomulleri* y *S. chilense,* habitan en áreas extremadamente secas desde los desiertos hasta grandes altitudes de la vertiente occidental de los Andes. *Solanum pennellii* habita desde el norte de Perú (Piura) hasta el norte de Chile, desde el nivel del mar hasta los 3000 m. *Solanum corneliomulleri* se presenta desde el centro (Lima) hasta el sur del Perú, entre 1000 y 3000 m, aunque existe un registro a 4500 m. *Solanum chilense* se distribuye desde el sur del Perú al norte de Chile, entre el nivel del mar y los 3000 m.

En las Islas Galápagos, *S. cheesmaniae* se encuentra desde el nivel del mar hasta los picos volcánicos, en áreas secas y rocosas, mientras que *S. galapagense* prefiere hábitats de menor altitud. Estas especies tiene el color de fruto de tonalidad rojiza y están relacionadas con la especie continental *S. pimpinellifolium*, con la que comparte el color rojo de los frutos; *S. pimpinellifolium* ocurre desde el centro del Perú hasta el centro de Ecuador. Este complejo forma un clado filogenético bien soportado (Spooner *et al.*, 2005). Las otras especies (las que presentan fruto de colores blanco, verde, morado y a su vez pubescente) no muestran un patrón característico de distribución (Fig. 6).

Cinco especies de "tomates silvestres" se encuentran en formaciones de lomas, hábitats únicos a lo largo de la costa del Pacífico de Perú y norte de Chile. (Dillon, 2005; Peralta *et al.*, 2008). *Solanum. habrochaites, S. peruvianum, S. pennellii, S. chilense*, y *S. arcanum* habitan esta zona tan particular. Las tres primeras especies superponen sus poblaciones en las lomas del centro del Perú, *S. chilense*, está restringida a las lomas del sur del Perú y del norte de Chile y *S. arcanum* presenta algunas poblaciones en las lomas del norte del Perú. Las formaciones de lomas son pequeñas áreas de vegetación que ocurren como islas en un mar de desierto hiperárido y continuo. Aunque se trata de uno de los lugares más secos de la Tierra, alberga un tipo extraordinario de vegetación. Se forman en las localidades cercanas a la costa donde la niebla que surge del océano proporciona suficiente humedad para la vegetación (Dillon & Hoffmann, 1997; Dillon & Rundel, 1990; Dillon, 1997; 2005). La mayoría de las lomas presentan especies de "tomates silvestres", siendo en algunas localidades las más dominantes.

La región costera también está influenciada por un periódico y recurrente evento del Niño, El Niño-Oscilación Sur (ENSO); cuando ENSO ocurre. las aguas normalmente frías de la costa del oeste de América del Sur son desplazadas por las aguas calientes procedentes del norte. Estas condiciones estimulan breves períodos de fuertes lluvias y temperaturas relativamente altas. Se ha relacionado mucho a estos eventos con la composición y estructura de los ambientes costeros. Además se cree que estos eventos estimulan la floración masiva de los elementos florísticos incrementando los bancos de semillas para las plantas anuales y perennes; y en su ausencia, se reduciría la diversidad florística y la eliminación del intercambio florístico entre formaciones (Dillon, 2005).

La formación de lomas distribuida a manera de islas conjuntamente con la periodicidad de los eventos de El Niño, ha tenido un profundo efecto en la evolución y biogeografía de los "tomates silvestres". Este evento, El Niño, no solo afecta a las formaciones de lomas sino también a las formaciones de las vertientes occidentales. Se ha documentado un aumento en el tamaño de las poblaciones de *S. pimpinellifolium* en el norte de Perú, donde las inundaciones habrían facilitado la dispersión de semillas

(Sifres *et al.*, 2006).

La cronología del levantamiento de la cordillera andina es actualmente materia de controversia (Ehlers & Poulsen, 2009), pero, parece haber acuerdo en que la elevación actual se habría alcanzado hacia finales del Mioceno o comienzos del Plioceno. En vista que existen dataciones moleculares para este grupo (Särkinen *et al.,* 2013), donde se estiman las edades de origen entre 5 y 3 millones de años. Sin duda, este evento habría influenciado en la evolución y biogeografía de los "tomates silvestres". Ya que, para cuando el ancestro de los "tomates silvestres" se habría originado, los Andes ya habrían alcanzado alturas similares a las actuales. Por tanto, la cordillera de los Andes estaría actuando como una barrera entre el oeste y este, y como una vía de migración entre norte y sur.

Las celdas de mayor riqueza de especies nos permiten conocer las zonas de prioridad para la conservación de especies silvestres de "tomates". Estas zonas se encuentran en el norte del Perú entre el valle del Marañón y el Santa en los Departamentos de Cajamarca, La Libertad y Amazonas. Esta zona coincide con el área donde se presentan las especies endémicas del Perú (Knapp *et al.*, 2007).

Los "tomates silvestres" posiblemente se hayan originado en la zona húmeda del norte del Perú ya que tienen su centro de dispersión en los Departamentos de La Libertad, Cajamarca y Amazonas. Estos resultados son muy similares a los propuestos por Rick (1963), quien hipotetizó que las razas del rio Marañón de *S. peruvianum* fue el ancestro de los "tomates silvestres". Sin embargo, respecto a las especies basales del clado de "tomates silvestres" (siguiendo a Peralta & Spooner, 2001; 2005; Spooner *et al.*, 2005), *Solanum pennellii*, tiene una amplia distribución a lo largo de la zona desértica de Perú y Chile, mientras que *S. habrochaites* tiene una distribución continua desde el centro del Perú hasta el centro de Ecuador, particularmente en ambientes muy húmedos. Siendo *S. pennellii* una de las más basales, se podría inferir que el ancestro de las otras especies de "tomates silvestres" se habría originado en un espacio y tiempo similar al origen de *S. habrochaites*. Sifres *et al.* (2010) sugieren que las poblaciones centrales autoincompatibles podrían ser los biotipos más antiguos de *S. habrochaites* de los cuales habrían derivado los demás. A medida que la especie migró hacia el norte y sur de su rango de distribución se irían convirtiendo en autocompatibles. La distribución de las poblaciones centrales de *S. habrochaithes* se encuentra en el norte del Perú, coincidiendo con el área de mayor riqueza de especies; por ello, se sugiere que el norte del Perú sea el centro de origen y uno de los centros de diversidad de los "tomates silvestres".

Para estos tipos de análisis de distribución, existen algunos factores que podrían cambiar los resultados. La antigüedad de las colectas es uno de estos factores, ya que gran parte de las colectas antiguas no indican localización de las mismas, o si las tenían solo eran a nivel de país o departamental; estos datos no han sido utilizados por carencia de información. El esfuerzo, en la búsqueda de datos geográficos también influye en los resultados (Hijmans *et al.,* 2000; 2001),); por ejemplo, si realizamos una búsqueda intensiva en los herbarios del sur del Perú, donde hay mayor probabilidad de encontrar especímenes de esa zona, y una búsqueda menos intensa en herbarios del norte del mismo país, podría conllevar a encontrar más especies por área en la primera y menos especies por área en la segunda, alterando

así, la riqueza de especies por grilla. Sin embargo, en este trabajo, el número de observaciones fue razonablemente bueno, el cual no necesariamente predijo las celdas con mayor número de especies. Por ello, se piensa que el número de especies no depende del número de observaciones. Otro factor, que influye en los resultados, es el tamaño de la celda de grilla que se emplea. Por ello, el número de especies por celda de grilla se incrementará cuando esta última incrementa su tamaño, pero este incremento podría ser diferente en distintas áreas. Se recomienda emplear celdas de dimensiones grandes para análisis de zonas o de grupos taxonómicos grandes y celdas de dimensiones pequeñas para el análisis de grupos con pocas especies y especialmente en sitios con topografía tan variada. (Hijmans *et al.,* 2000). Finalmente, otra dificultad para analizar riqueza de especies es la existencia de conflictos taxonómicos (Gaston, 1996). Hay muchas listas de especies de “tomates silvestres” (Wettstein, 1895; Macbride, 1962; Rick ,1963; Child, 1990; Brako & Zarucchi, 1993). Para este trabajo se ha seguido la lista de especies propuesta por Peralta *et al.* (2008). Sin embargo, futuros cambios taxonómicos (aparición de especies nuevas o especies que caen en sinonimia) especialmente sobre el grupo de especies del complejo *S. peruvianum* (Rick, 1963; Spooner *et al.*, 2005; Peralta & Spooner, 2005), podrían cambiar los resultados presentados en este trabajo.

Warnock (1988) sugería que la diversidad de especies de “tomates silvestres” ha sido influenciada por la diversidad geográfica, de hábitats y de climas. Cuya relación ha empezado a ser estudiada en los últimos años bajo un enfoque conocido como muestreo basado en modelos (MBS) (Guisan *et al.*, 2006), comparando la diferenciación geográfica y ecológica entre especies estrechamente relacionadas (Barraclough & Vogler, 2000; Warren *et al.,* 2008). Este tipo de enfoque ofrece resultados con una valiosa información fitogeográfica; por ello, se sugiere elaborar estos modelos para identificar la distribución potencial de los “tomates silvestres” y así tener un mejor conocimiento de los patrones que a lo largo de la historia evolutiva han influenciado en la su distribución de los “tomates silvestres”.

Agradecimientos

Un especial agradecimiento al Mg. Asunción Cano por su apoyo y sugerencias en la realización de este trabajo. A la Dra. Sandra Knapp, Dra. Tiina Särkinen, Dra. Blanca León y Mg. Hector Aponte por el valioso aporte en la revisión del manuscrito.

Literatura citada

Barraclough, T. G. & A. P. Vogler. 2000. Detecting the geographical pattern of speciation from species-level phylogenies. Am. Nat. 155 :419–434.

Bergougnoux V. 2014. The history of “tomato”: From domestication to biopharming, Biotechnol Adv, 32(1):170-189.

Brako, L. & J. Zarucchi. 1993. Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 45: 1–1286.

Child, A. 1990. A synopsis of *Solanum* subgenus *Potatoe* (G. Don) D’Arcy [*Tuberarium* (Dun.) Bitter (s.l)]. Feddes Repert. 101: 209–235.

Darwin, S.; S. Knapp & I. Peralta. 2003. “Tomatoes” in the Galápagos Islands: morphology of native and introduced species of *Solanum* section *Lycopersicon* (Solanaceae). Syst. Biodiv. 1: 29–54.

Dillon, M. O. 1997. Lomas formations-Peru. Pp. 519–527, ***in*** S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera McBryde, J. Villa-Lobos & A. C. Hamilton (editors), Centres of Plant Diversity, A Guide and Strategy for their Conservation. WWF, Information Press, Oxford.

Dillon, M. O. 2005. Solanaceae of the lomas formations of coastal Peru and Chile. Monogr. Syst. Bot. Ann. Missouri Bot. Gard. 104: 131–155.

Dillon, M. O. & A. E. Hoffmann. 1997. Lomas forma-

tions of the Atacama Desert, northern Chile. Pp. 528–535 in S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera-McBryde, J. Villa-Lobos & A. C. Hamilton (editors), Centres of Plant Diversity, A Guide and Strategy for their Conservation. WWF, Information Press, Oxford.

Dillon, M. O. & P. W. Rundel. 1990. The botanical response of the Atacama and Peruvian Desert flora to the 1982–83 El Niño event. Pp. 487–504 *in* P. W. Glynn (editor), Global Ecological Consequences of the 1982–83 El Niño— Southern Oscillation, Elsevier Science Publishers, New York.

Ehlers, T. A. & C. J. Poulsen. 2009. Influence of Andean uplift on climate and paleoaltimetry estimates. Earth and Planetary Science Letters , 281(3,4): 238-248.

Esquinas-Alcázar, J. T. 1981. Genetic resources of "tomatoes" and wild relatives. Rep. Internat. Board Plant Genet. Res. No. AGP. IBPGR-80-103: 1–65.

Environmental Systems Research Institute. 1999. ArcView-GIS 3.1. Environmental Systems Research Institute, Redlands, California, USA.

Gaston, K. 1996. Species richness: measure and measurement. En K. J. Gaston [ed.], Biodiversity, a biology of numbers and difference. Pp.77–113. Blackwell Science, London, UK.

Guisan, A.; O. Broennimann; R. Engler; M. Vust; N. G. Yoccoz; A. Lehmann & N. E. Zimmerman. 2006. Using niche-based models to improve the sampling of rare species. Conservation Biology 20(2): 501–511.

Hijmans, R.; M. Schreuder; J. De la Cruz & L. Guarino. 1999. Using GIS to check co-ordinates of germplasm accessions. Genet. Resources Crop Evol. 46: 291–296.

Hijmans, R.; K. Garrett; Z. Huamán; D. Zhang; M. Schreuder & M. Bonierbale. 2000. Assessing the geographic representativeness of genebank collections: the case of Bolivian wild potatoes. Conserv. Biol. 14: 1755–1765.

Hijmans, R. & D. M. Spooner. 2001. Geographic distribution of wild potato species. Amer. J. Bot. 88(11): 2101–2112.

Hijmans, R.; M. Cruz; E. Rojas & L. Guarino. 2001. DIVA-GIS, version 1.4. A geographic information system for the management and analysis of genetic resources data. Manual. International Potato Center and International Plant Genetic Resources Institute, Lima, Peru.

Knapp, S.; D. M. Spooner & B. León. 2007. Solanaceae endémicas del Perú. Rev. per. Biol. Número especial 13 (2): 9s–22s El libro rojo de las plantas endémicas del Perú .

Luckwill, L. 1942. The genus Lycopersicon: an historical, biological, and taxonomical survey of the wild and cultivated tomatoes. Aberdeen Univ. Stud 120: 1–44.

Macbride, J. F. 1962. Flora of Perú. Publ. Field Museum Nat. Hist., Bot. Ser. 13(Parte v-B, number 2): 271–478.

Moyle, L. 2008. Ecological and evolutionary genomics in the wild tomatoes *(Solanum* sect. Lycopersicon). Evolution 62 (12): 2995–3013.

PBI Solanum Project. 2009. Solanaceae Source [en línea]. [visitado en marzo del 2009]. URL: http://www.nhm.ac.uk/solanaceaesource/.

Peralta, I. & D. M. Spooner. 2000. Clasificación de los "tomates silvestres": una revisión. Kurtziana 28: 45-54.

Peralta, I. & D. M. Spooner. 2001. GBSSI gene phylogeny of wild "tomatoes" [*Solanum* L. section Lycopersicon (Mill.) Wettst. subsection Lycopersicon]. Amer. J. Bot. 88:1888–1902.

Peralta, I. & D. M. Spooner. 2005. Morphological characterization and relationships of wild tomatoes [*Solanum* L. Section Lycopersicon) Monogr. Syst. Bot., Missouri Bot. Gard. 104: 227–257.

Peralta, I.; S. Knapp & D. M. Spooner. 2005. New Species of wild tomatoes (*Solanum* Section Lycopersicon: Solanaceae) from Northern Peru. Syst. Bot. 30 (2): pp. 424–434.

Peralta, I. & D. M. Spooner. 2006. History, origin and early cultivation of "tomato" (Solanaceae). In Genetic improvement of Solanaceous crops, vol. 2: "Tomato", ed. M. K. Razdan and A. K. Mattoo, 1–27. Enfield: Science Publishers.

Peralta, I.; S. Knapp & D. M. Spooner. 2008. Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (*Solanum* sect. Lycopersicoides, sect. Juglandifolia, sect. Lycopersicon; Solanaceae). Syst. Bot. Monogr. 84:83–89.

Rick, C. 1963. Barriers to interbreeding in *Lycopersicon peruvianum.* Evolution 17: 216–232.

Rick, C.; H. Laterrot & J. Philouze. 1990. A revised key for the Lycopersicon species. TGC report 40: 31.

Särkinen, T. L. Bohs; R. G. Olmstead & S. Knapp. 2013. A phylogenetic framework for evolutionary study

of the nightshades (Solanaceae): a dated1000-tip tree. BMC Evolutionary Biology. 13:214

Sifres, A.; B. Picó J.; M. Blanca; R. De Frutos & F. Nuez. 2006. Genetic structure of *Lycopersicon pimpinellifolium* (Solanaceae) populations collected after the ENSO event of 1997–1998. Genet. Res. Crop Evol . 54: 359–377.

Sifres, A. J.; M. Blanca & F. Nuez. 2010. Pattern of genetic variability of *Solanum habrochaites* in its natural area of distribution. Genetic Resources and Crop Evolution, 58 (3): 347-360

Spooner, D. M.; I. Peralta & S. Knapp. 2005. Comparation of AFLPs to other markers for phylogenetic inference in wild tomatoes *Solanum* L. section Lycopersicon (Mill.) Wettst. Subsection Lycopersicon.Taxon 54: 43–61.

Torrico, A. 2001. Estudio morfológico y molecular de la diversidad genética del “tomate silvestre” (*Solanum* spp.) boliviano. Tesis para optar el grado académico de magister. Universidad Mayor de San Simón. Cochabamba - Bolivia.

Warnock, S. J. 1988. A review of taxonomy and phylogeny of the genus *Lycopersicon*.HorScience 23: 669-673

Warren, D. L.; R. E. Glor & M. Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. Evolution 62-11 : 2868–2883

Wettstein, R. 1895. Solanaceae. En A. Engler & K. Prantl (eds.). Nat. Pflanzenfam.4(3b): 4-38

ANEXOS

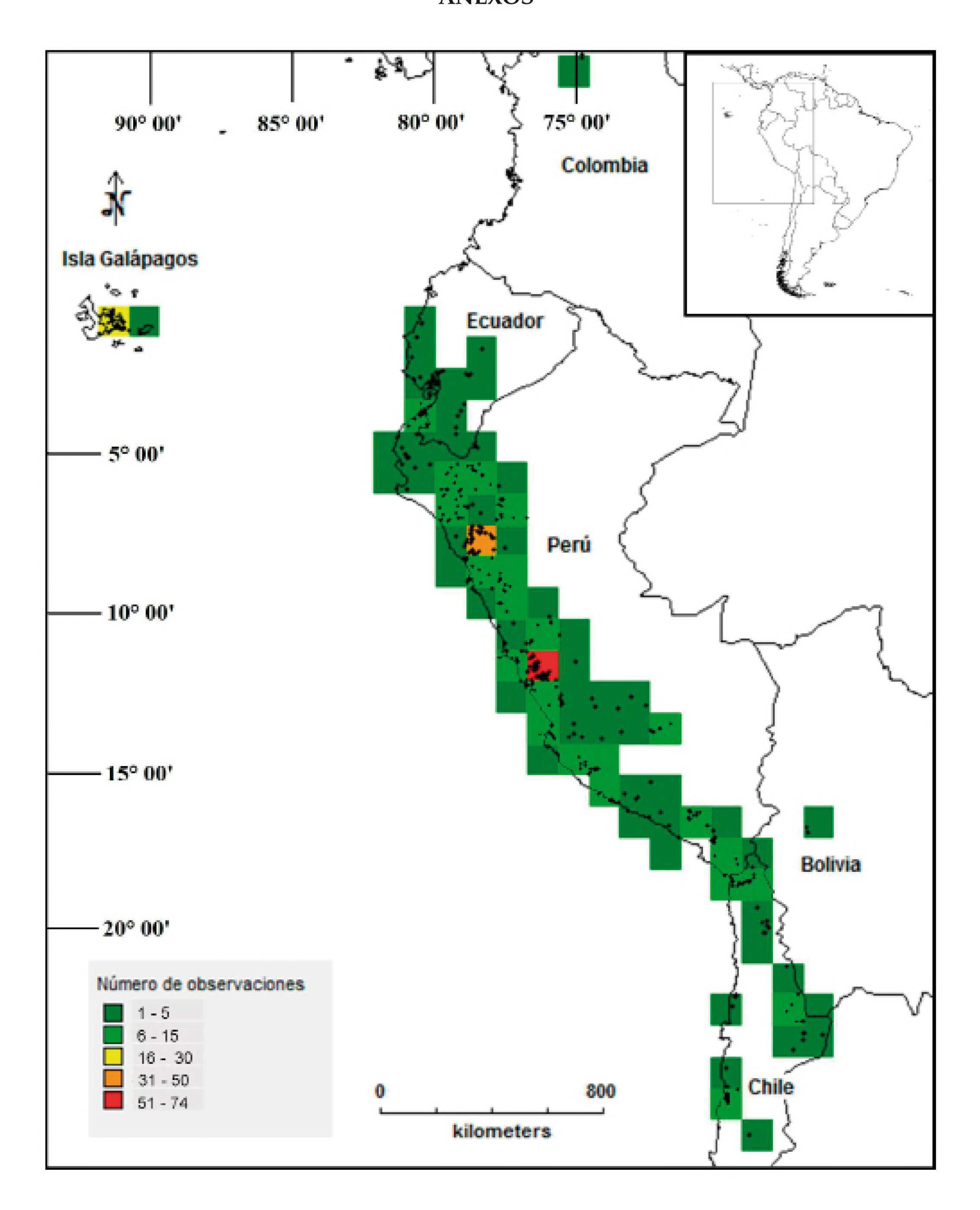


Fig. 1: Número de observaciones de especies de “tomates silvestres” empleando una grilla con celdas de tamaño 100 x 100 km y una zona circular de radio 100 km.

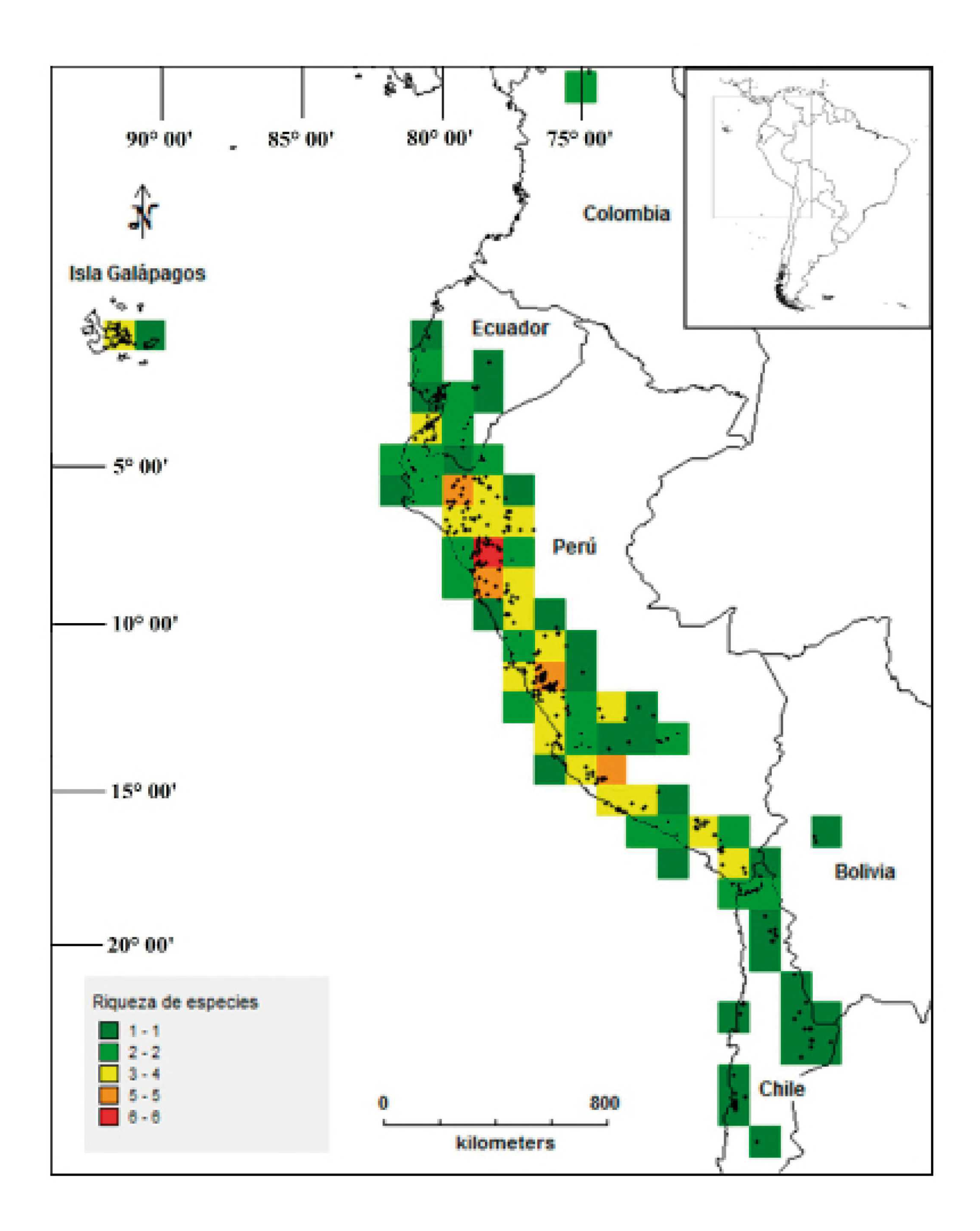


Fig. 2: Número de especies de “tomates silvestres” empleando una grilla con celdas de tamaño 100 x 100 km y una zona circular de radio 100 km.

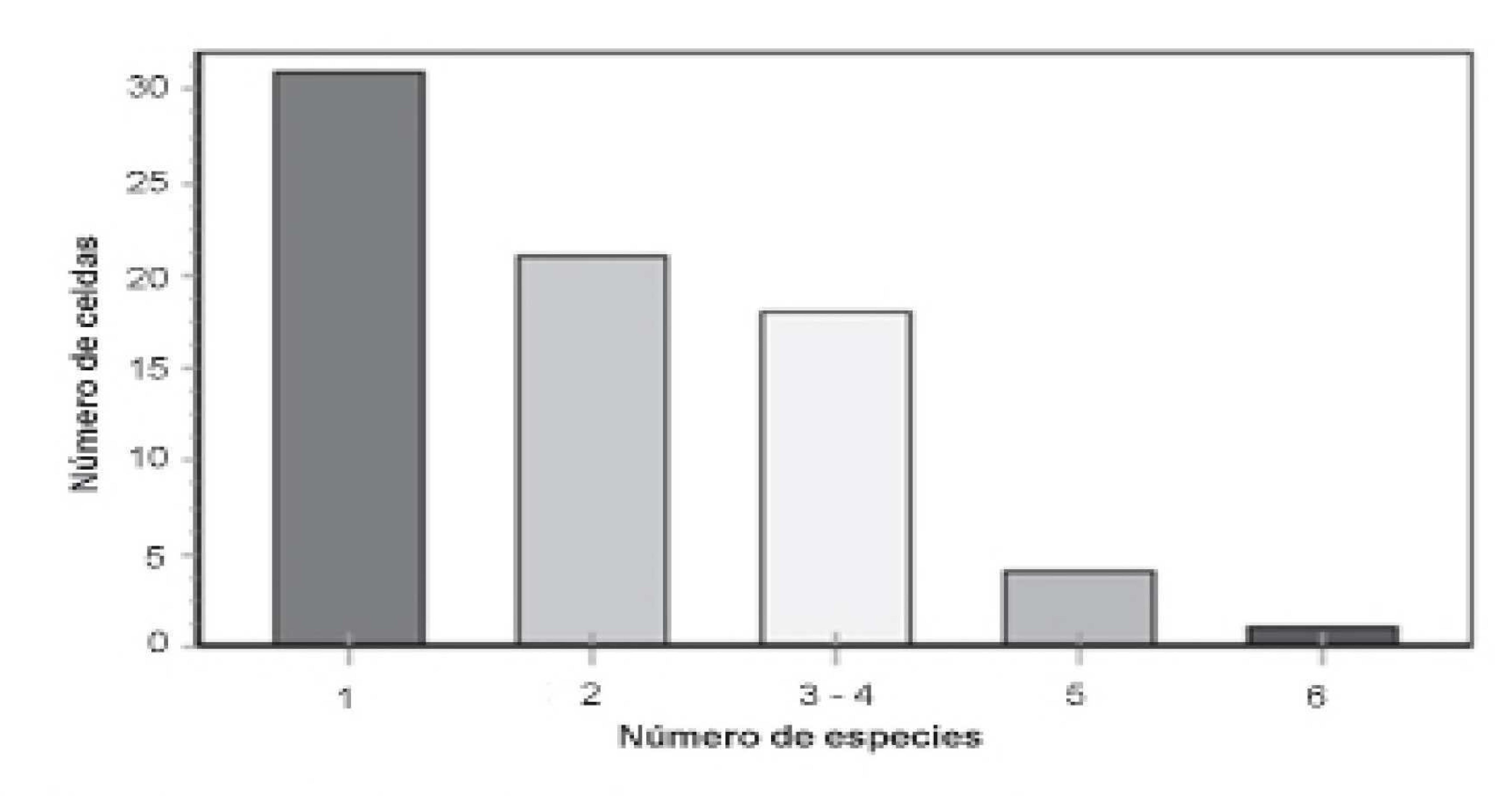


Fig. 3: Frecuencia del número de especies de tomates silvestres por celda de la grilla.

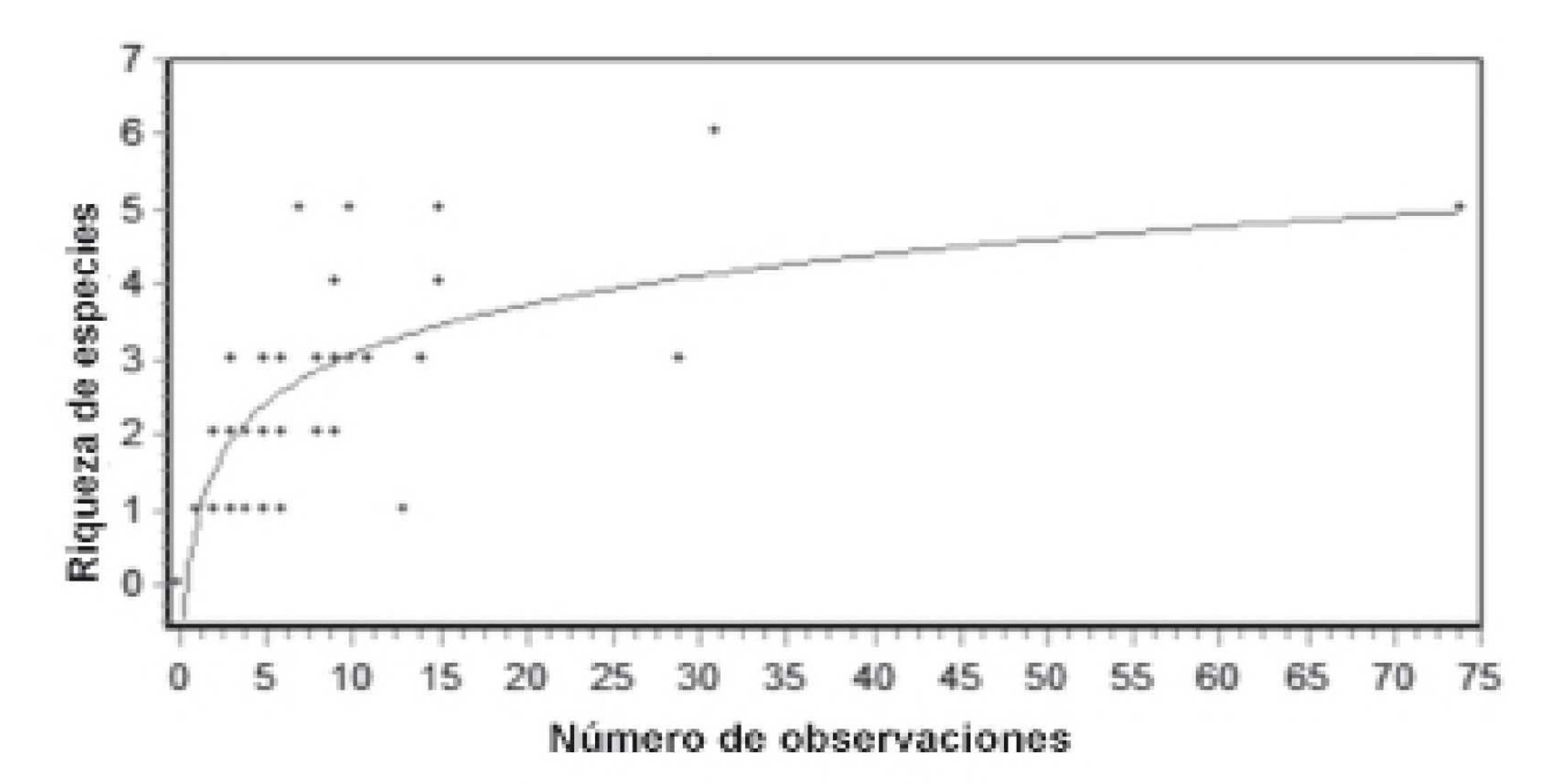


Fig. 4: Relación del número de especies con el número de observaciones por cada celda de la grilla. (obs.= 454). Línea de regresión y = 0.90+ 0.95ln(x), R^2= 0.581.

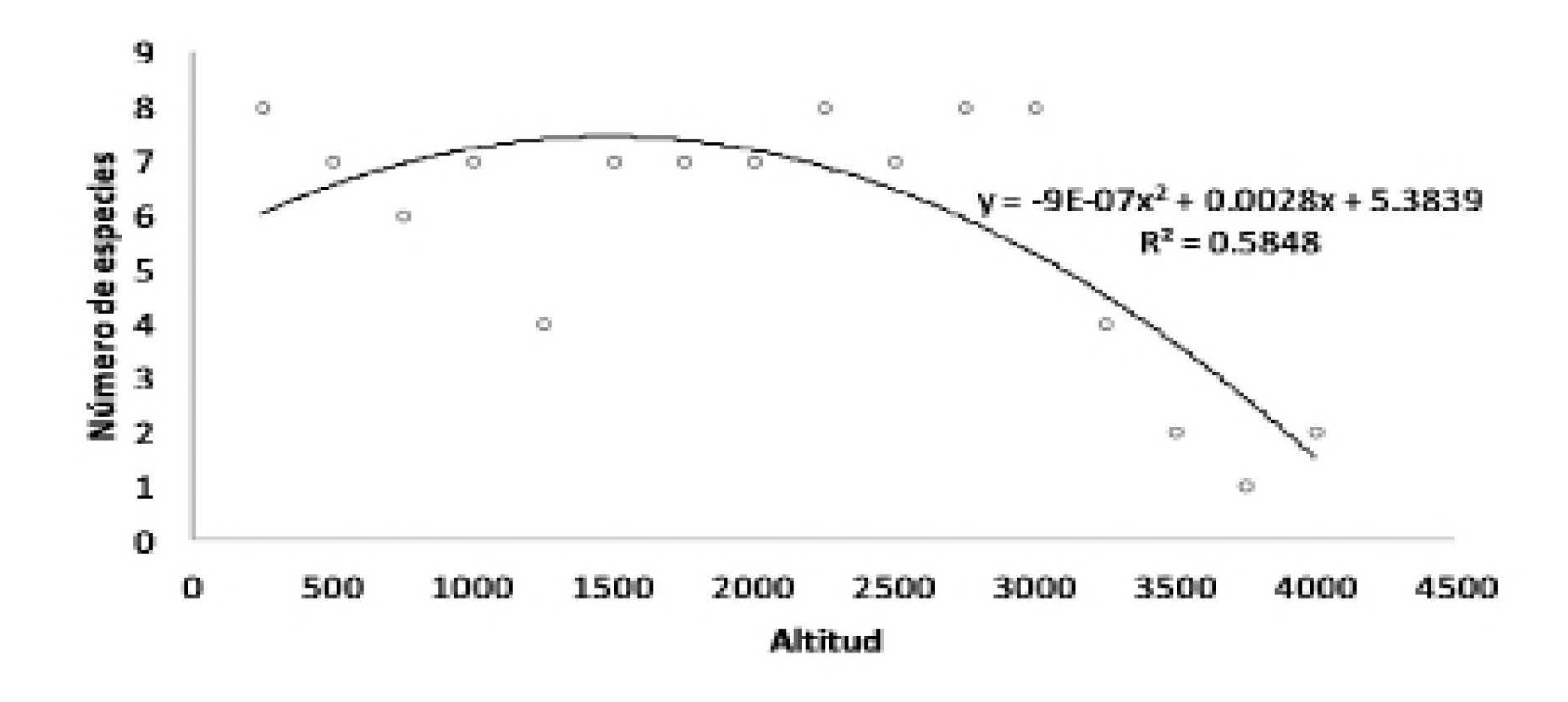


Fig. 5: Relación de la riqueza de especies con la altitud, cada punto representa el número de especies observadas en un rango altitudinal de 250 m de altitud. Línea de tendencia: y = -9E-07x^2 + 0.0028x + 5.3839, R^2 = 0.5848.

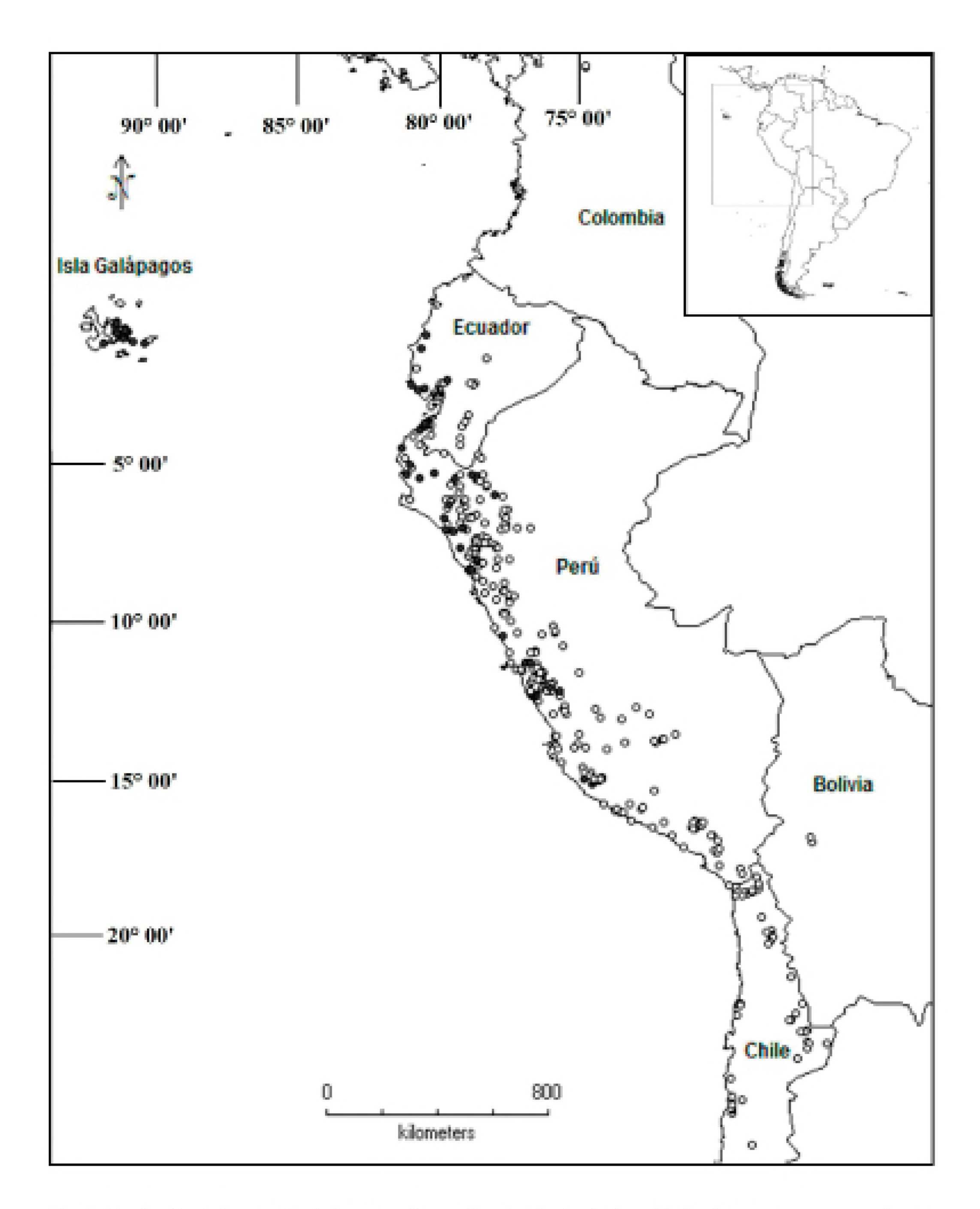


Fig. 6: Distribución de las especies de “tomates silvestres” según el color de fruto. El círculo negro agrupa a especies que presentan fruto liso y de color rojo-anaranjado; el círculo blanco representa a las especies que tienen el color verde, blanco o morado y a la vez pubescente.